VARANIDÆ ET NECROSAURIDÆ FOSSILES

Par Robert Hoffstetter.

La superfamille des Varanoidea Camp 1923 comprend, à côté de formes marines ou littorales du Crétacé (Aigialosauridæ et Dolichosauridæ), des représentants continentaux, habituellement groupés en une seule famille, les Varanidæ. Ceux-ei ont été longuement étudiés par Ch.-W. Gilmore (1928) pour les fossiles américains, et par G.-J. de Fejérváry (1918 et 1935) pour les formes de l'Ancien Monde. Le dernier auteur en sépare les Megalanidæ comme une famille nouvelle. Mais les caractères sur lesquels il s'appuie ne permettent pas d'accepter cette création. Tout au plus peut-on admettre l'existence d'une sous-famille des Megalaninæ; encore son individualité est-elle loin d'être prouvée.

Par eontre, l'étude du matériel fossile européen m'oblige ici à séparer des *Varanidæ* une nouvelle famille, les *Necrosauridæ*, dont il va être question. Cette eréation, comme on le verra, modifie profondément les idées admises, à la suite des travaux de G.-J. de Fejérváry, sur l'histoire des *Varanoidea* terrestres.

I. — NECROSAURIDÆ Fam. nov.

H. Filhol a signalé puis décrit et figuré une forme des Phosphorites du Querey sous les noms successifs suivants: Palæosaurus (non Palæosaurus Williams 1838) Cayluxi (1873: p. 89), Necrosaurus Cayluxi (1876: p. 27), Palæovaranus Cayluxi (1877: p. 268; pl. 26, fig. 434, 445, 446). Si l'abandon de la première dénomination générique, déjà utilisée pour un Dinosaurien, se justifie, il n'en va pas de même pour la seconde qui doit être conservée. Palæovaranus tombe donc en synonymie.

Dans sa première étude, faite sur un matériel trop pauvre, G.-J. de Fejérváry (1918) rattache l'espèce de H. Filhol au genre Varanus Merrem 1820 et l'inclut dans une série de Varans qui auraient habité l'Europe tout au long du Tertiaire. En 1935, un nouveau matériel l'oblige à rétablir le genre de H. Filhol, sous le nom de Palæovaranus. L'auteur s'appuie essentiellement sur les caractères du maxillaire, qu'il décrit longuement. En bref, cet os, assez élevé dans sa partie antérieure, montre une forte crête interne qui soutenait des os nasaux normalement développés. On ne saurait trop insister sur l'importance de cette disposition, unique chez les Platynota. En effet, les nasaux sont réduits au point de ne plus toucher les maxillaires,

Bulletin du Muséum, 2º série, t. XV, nº 3, 1943.

non seulement chez les Varanidæ, mais également chez les Aigialo-sauridæ et Dolichosauridæ, ainsi que chez les Mosasauridæ, autant

qu'on en puisse juger par les crânes figurés.

J'ai pu observer d'autres caractères craniens de Necrosaurus qui le séparent des Varanidæ. Le prémaxillaire possède un processus nasalis arqué et assez court, indiquant un museau relativement élevé et modérément allongé. Les frontaux, solidement unis entre eux, présentent des partes descendentes qui ne se rejoignent pas en bas sur la ligne médiane. Le pariétal, bien que de style varanien,

montre aussi quelques particularités.

En ce qui concerne la colonne vertébrale, il est curieux de constater que G.-J. de Fejérváry n'ait rencontré, dans le matériel du Quercy, aucune vertèbre susceptible d'être rapportée à cette forme pourtant abondante. Du moins l'auteur ne reconnaît dans ce matériel aucune vertèbre « varanienne », et cette remarque me paraît significative. J'ai étudié au Laboratoire de Paléontologie du Muséum un abondant matériel du Quercy. J'ai pu ainsi attribuer de nombreuses vertèbres au genre Necrosaurus, et retrouver pratiquement les caractères de tout le rachis. Il résulte de ces obscrvations que l'on doit considérer comme appartenant à Necrosaurus les vertèbres déjà figurées par R. Lydekker 1888, p. 279, fig. 62 (vertèbre dorsale de « Placosaurus margariticeps »), K.-A. von Zittel 1889, p. 603, fig. 534 (axis et vertèbre caudale antérieure de Palæovaranus Cayluxi), G. de Stefano 1903, Tav. X, fig. 3, 9, 10 (vertébres sacrées et dorsolombaires de Palæovaranus Filholi) et Tav. X, fig. 4, 5, 17 (vertèbres caudales de « Iguana europæa »). Ces vertèbres, qui demanderaient une figuration meilleure, ne présentent pas en effet la physionomie si caractéristique de celles des Varans. Elles ont un centrum plus allongé, dont la facc inférieure est beaucoup moins régulièrement convexe; leur condyle est loin d'être aussi élargi transversalement et n'est pas précédé par une forte constriction du centrum. Cependant, les vertèbres cervicales avec leurs hypapophyses épiphysées, et les vertèbres caudales avec leurs os-chevrons articulés restent bien dans le style varanien.

Enfin, un caractère d'importance est à souligner : la présence d'ostéodermes très particuliers chez cet animal. J'avais déjà pensé rapporter au genre Necrosaurus des ostéodermes du Thanétien de Cernay-les-Reims. Un travail récent de O. Kuhn (1940) vient confirmer cette hypothèse. L'auteur décrit et figure Melanosauroides giganteus, espèce et genre nouveaux de l'Eocène moyen du Geiseltal, qu'il rapporte aux Anguidæ. L'examen de la photographie qu'il en donne (Taf. IV) montre clairement qu'il s'agit d'un Varanoidea très comparable à Necrosaurus, et que je propose de nommer Necrosaurus giganteus (Kuhn 1940). Or, le spécimen montre, associés au squelette, des ostéodermes ovalaires, guillochés, à carène médiane,

presque identiques à ceux que j'avais remarqués dans le matériel de Cernay, en tous eas fort différents de ceux des Anguidæ. Il devait s'agir d'une armure lâche, reproduisant fidèlement l'écaillure eornée, et n'adhérant pas aux os de la tête. Il est à souligner que la présence d'ostéodermes est très rare chez les Platynota. Seul Varanus komodoensis Ouwens 1 possède une armure complète, également séparée du squelette; en outre, quelques autres Varans montrent des ostéodermes lisses dans la région de la nuque.

Ces divers caractères me paraissent imposer la création de la famille des Necrosauridæ. En effet, la présence de nasaux « normaux » appuyés sur les maxillaires, ne permet pas d'inclure la forme étudiée dans une des familles connues de Platynota, dont tous les représentants, depuis le Crétacé, possèdent des nasaux réduits. Necrosaurus doit dériver directement d'une souche commune inconnue, probablement jurassique, à caractères peu évolués. Par ailleurs, la forme des vertèbres et la présence d'ostéodermes spéciaux confirment la position particulière des Necrosauridæ.

Cette famille apparaît spécifiquement européenne. Elle a véeu depuis le Thanétien jusqu'à l'Eocène supérieur et peut-être à l'Oligocène; des restes se rencontrent en effet à Cernay, à Cuis, à Egerkingen, au Geiseltal et au Querey.

II. - VARANIDÆ COPE 1864.

1º Saniwinæ Camp 1923.

Alors que la famille des *Varanidæ* est actuellement cantonnée dans l'Ancien Monde, il est curieux d'en rencontrer les premiers représentants en Amérique du Nord.

Il s'agit d'abord de *Palæosaniwa* Gilmore 1928, genre monotypique du Crétacé supérieur (Belly River). L'espèce unique est fondée sur une vertèbre dorso-lombaire. Mais une comparaison de la figure avec les vertèbres de *Placosaurus* du Querey me fait supposer qu'il s'agit plutôt d'un Anguidé Placosauriné.

Deux espèces du Crétacé supérieur (Lance) constituent le genre *Parasaniwa* Gilmore 1928. Elles sont fondées sur des fragments de dentaires qui paraissent bien appartenir à des *Varanidæ*, mais ne permettent évidemment pas une discussion précise.

Le genre Saniwa Leidy 1870 est beaucoup mieux connu. Cinq espèces sont signalées en Amérique de l'Eocène inférieur (Wasateh) à l'Oligocène (Oreodon beds). Parmi elles, le génotype Saniwa

^{1.} Je ne puis accepter, pour cette espèce, le genre Placovaranus proposé par G.-J. de Fejérvary. L'ostéologie de V. komodoensis, que j'ai étudié au Laboratoire d'Herpétologie du Muséum, est absolument comparable à celle des autres représentants du genre Varanus. Quant à l'existence d'ostéodermes, elle ne suffit pas à caractériser un genre nouveau, puisqu'il existe des formes intermédiaires pourvues d'ostéodermes dans la région de la nuque.

ensidens Leidy est excellemment décrit par Ch.-W. Gilmore (1922 et 1928). Il s'agit d'un Varanidé incontestable. Mais dans ses os céphaliques, dans sa ceinture scapulaire et dans ses vertèbres pourvues d'un zygosphène rudimentaire, l'animal montre des caractères particuliers qui justifient pleinement la création d'une sous-famille.

L. Dollo (1923) a signalé Saniwa orsmaelensis Dollo dans le Landénien supérieur d'Orsmaël et d'Erquelincs (Brabant). L'espèce est fondée sur un maxillaire, quelques vertèbres dorsales et un fémur. Malheureusement la diagnose sommaire n'est accompagnée d'aucune figure et je n'ai pu encore examiner les pièces originales pour me faire une opinion personnelle. D'après L. Dollo, les vertèbres possèdent tous les caractères des Varanidæ, mais présentent un zygosphène rudimentaire. On peut donc admettre la position systématique assignée à l'espèce par le savant belge.

Je signalerai en outre l'existence, dans l'Agéen (Yprésien supérieur) de Cuis et de Monthelon (Marne), de vertèbres nettement varanoïdes, mais roulées et ne permettant pas de distinguer la présence ou l'absence d'un zygosphène. Sans doute s'agit-il là de descendants de

l'espèce de L. Dollo.

Les Saniwinæ représentent donc une sous-famille des Varanidæ, caractérisée notamment par la présence d'un zygosphène rudimentaire. Ils sont apparus en Amérique du Nord, peut-être dès le Crétacé supérieur (Parasaniwa, Palæosaniwa?), sûrement depuis l'Eocène inférieur (Saniwa) et y ont survécu jusqu'à l'Oligocène. La présence de formes parentes en Europe occidentale indique une incursion de brève durée, puisqu'on n'en retrouve les traces que du Sparnacien à l'Yprésien supérieur.

2º Varaninæ Camp 1923 part.

L'apparition des vrais Varans est beaucoup plus tardive que ne l'a cru G.-J. de Fejérváry.

Il y a lieu tout d'abord d'écarter Varanus ? Lemoinei Norcsa 1908 (cf. G.-J. de Fejérváry 1918: p. 418-19, fig. 18), signalé d'abord et figuré par P. Gervais (1877). Il s'agit d'une portion distale d'humérus de Reptile, que j'ai pu retrouver au Muséum de Paris, et qui provient de l'Agéen d'Ay (Marne). La forme inhabituelle des faces articulaires de l'os, principalement celle du condyle radial, la position particulière du canal ectépicondylien, enfin la morphologie de l'entépicondyle, qui est ici tronqué, sont autant de caractères qui permettent d'affirmer qu'il ne peut s'agir d'un Varanidé, ni même d'un Saurien. C'est sans doute parmi les Tortucs qu'il faut chercher des formes parentes.

Pendant l'Eocène, l'Oligocène et le Miocène inférieur, on ne rencontre aucun reste de Varaniné. La sous-famille n'est pas encore représentée dans le gisement de Sansan (Gers). Il faut arriver au Vindobonien moyen de la Grive-Saint-Alban (Isère) pour voir apparaître le groupe. Des restes de Varanus ont déjà été signalés par O. Jourdan (1865), Ch. Depéret (1887, p. 289) et ont été rapprochés à tort de Necrosaurus Cayluxi par G.-J. de Fejérváry (1918 et 1935). En fait, je connais à présent de nombreuses vertèbres, un quadratum, des fragments de dentaire et de fémur de l'animal de la Grive. Il s'agit bien du genre Varanus, déjà nettement caractérisé, et peut-être représenté par deux espèces de tailles différentes.

C'est sans doute au Vindobonien supérieur qu'il eonvient de rapporter *Varanus Hofmanni* Roger 1898, des « Dinotheriensande » de Stätzling. Là encore il s'agit bien d'un Varan, peut-être identique

à la grosse espèce de la Grive.

Apparaît ensuite, dans le Ponticn de Pikermi, Varanus marathonensis Weithofer 1888 (= Varanus sp. Gaudry 1862 = V. atticus Nopcsa 1908).

Enfin, au Quaternaire, des restes encore mal connus, figurés par St.-J. Bolkay (1913) et N. Morelli (1891), indiquent que le genre

a persisté en Europe jusqu'à une époque récente.

Les autres continents sont beaucoup plus pauvres en ce qui concerne les restes de Varaninæ. L'Asie ne nous a encore livré que des fossiles du Pliocène et du Quaternaire, proches des formes aetuelles (cf. G.-J. de Fejérváry 1918). L'Australie et Java ont donné également quelques restes récents. Quant à l'Afrique, plus décevante

encore, elle ne nous a rien fourni jusqu'à ee jour.

Si l'on cherche à reconstituer l'histoire des Varaninæ, on voit qu'il est impossible de les faire dériver des Necrosauridæ. D'ailleurs les deux groupes sont séparés dans le temps par une laeunc importante, s'étendant de l'Oligocène au Vindobonien. Par contre, l'idée d'une filiation à partir des Saniwinæ est très acceptable. Il faudrait alors admettre une migration de ces formes qui, pendant que leurs représentants s'éteignent en Amérique, gagneraient l'Asie et atteindraient l'Europe occidentale au Vondobonien moyen.

La sous-famille a prospéré dans l'Ancien Monde où elle s'est largement répandue dans toutes les régions chaudes. Elle n'a pu cependant atteindre Madagasear, sans doute complètement séparée au moment

de l'arrivée tardive de Varanus en Afrique.

3º Megalaninæ Camp 1923 (= Megalanidæ Fejérváry 1918.)

Les gigantesques Varanidæ du Pliocène supérieur australien ont d'abord été signalés et étudiés par R. Owen (1859 à 1886), puis ils ont fait l'objet de travaux de A.-S. Woodward (1888), C.-W. de Vis (1885 et 1889), et G.-J. de Fejérváry (1918 et 1935). La seule espèce certaine, Megalania prisca Owen 1859 est aetuellement connue par ses vertèbres, une partie proximale de côte, l'humérus, l'ulna, la partie occipitale du erâne, le maxillaire privé de ses dents et quelques dents séparées.

Les vertèbres, d'après l'auteur du genre, se signalent notamment par leur grande taille, la petitesse du canal neural, la présence de rudiments de zygosphène et la constriction précondylaire du centrum.

Le troisième caractère surtout a frappé l'attention et il a toujours été admis par les auteurs qui se sont occupé du genre. G.-J. de Fejérváry (1918) l'utilise pour caractériser une famille spéciale, les Megalanidæ. Ch.-L. Camp (1923), s'appuyant sur ce même caractère, considère le groupe comme une sous-famille, les Megalaninæ. Ch.-W. Gilmore (1928), toujours d'après cette particularité, rapproche Megalania de Saniwa et groupe les deux genres dans la sous-famille des Saniwinæ.

Cependant, H.-A. Longman, dans une lettre adressée à G.-J. de Fejérváry (in G.-J. de Fejérváry 1935, p. 2 et 18), fait très justement observer qu'on ne peut distinguer de zygosphène ni de zygantrum bien caractérisés chez Megalania. Pour rester sur sa première position, G.-J. de Fejérváry répond par de longs développements peu convaincants. Il admet que le zygosphène de Megalania représente une « formation orimentaire », arrêtée dans son développement phylogénétique. Ce zygosphène, serait dans un état d' « épistasie paracmique », modifié par suite de l'hyperostose de la vertèbre.

Il n'est pas besoin d'insister sur le caractère très hypothétique de ces considérations. Ni les figures de R. Owen et G.-J. de Fejérváry, ni les longues et minutieuses descriptions de G.-J. de Fejérváry (1935), ne montrent l'existence, chez Megalania d'un véritable zygosphène, c'est-à-dire d'un saillant antérieur de l'arc neural pourvu de facettes articulaires. Il n'y a même pas, comme chez Lacerta par exemple, de zygosphène rudimentaire, formé de facettes articulaires non supportées par un saillant cunéiforme. Les mêmes observations valent pour le zygantrum.

En fait, Megalania présente une pars tectiformis arcus vertcbræ, avec des tubercules probablement dus à la présence de ligaments intervertébraux particulièrement vigoureux. Et ce caractère se rencontre chez d'autres Sauriens, en dehors de toute hyperostose.

Il résulte de cette discussion que Megalania, privé de zygosphène,

ne peut être classé dans les Saniwinæ.

D'autre part, la « famille » des Megalanidæ demeure bien obscurément définie. Pour G.-J. de Fejérváry, Megalania représente un rameau pléistocène éteint de la branche des Platynota, caractérisé par un penchant « pathologique » dans son évolution squelettique, d'où résulte un début de pachyostose. J'admets fort bien cette opinion. Mais les caractères invoqués permettent tout au plus de considérer ce rameau aberrant comme une sous-famille individualisée en Australie. C'est là du moins, une conclusion provisoire, suscep-

tible d'être revisée quand on connaîtra plus complètement les caractères du crâne de Megalania.

* * *

Comme on peut le voir, l'histoire des Varanoidea terrestres, moins simple que ne l'a cru G.-J. de Fejérváry, montre bien des analogies avec celle des Hippiens. Le rameau principal, Saniwinæ-Varaninæ, est d'origine américaine, comme celui des Hyracotheridæ-Equidæ; mais il persiste moins longuement que celui-ci dans son berceau. Le peuplement de l'Ancien Monde s'est fait également par des migrations, empruntant successivement la route de l'Ouest (Saniwinæ), et celle de l'Est (Varaninæ). Mais l'extinction précoce du groupe des Saniwinæ en Amérique a empêché ces migrations de se répéter, comme pour les chevaux, durant le Néogène. Finalement, c'est également dans l'Ancien Continent, que le rameau atteint son maximum de développement.

Parallèlement aux *Palæotheridæ*, les *Necrosauridæ* représentent un autre rameau, cryptogène, qui ne se rencontre qu'en Europe et durant l'Eocène seulement.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Bolkay (St.-J.) 1913. Additions to the fossil Herpetology of Hungary. Mitteil. Jahrb. klg. ung. geol. Reichsanst. 21, p. 217-230, pl. XI-XII, Budapest.
- CAMP (Ch.-L.) 1923. Classification of the Lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 48, p. 289-482. New-York.
- Depéret (Ch.) 1887. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 4, p. 45-313, pl. XII-XXV, Lyon.
- DE Vis (C.-W.) 1885. On Bones and Teeth of a large extinct Lizard. *Proc. Roy. Soc. Queensland*, 2, p. 25-32, pl. I-III, Brisbane.
- 1889. On Megalania and its allies. Proc. Roy. Soc. Queensland, 6, p. 93-99, pl. IV, Brisbane.
- 1900. A further Trace of an extinct Lizard. Ann. Queensland Museum, 5, p. 6, pl. III, Brisbane.
- Dollo (L.) 1923. Saniwa orsmaelensis, Varanide nouveau du Landénien supérieur d'Orsmael (Brabant). Bull. Soc. belge Geol. Paléont. et Hydrol., 33, p. 76-82, Bruxelles.
- Fejérvary (G.-J. de) 1918. Contributions to a monography on fossil Varanidae and on Megalanidae. Ann. hist. nat. Musei Nat. Hung., 16, p. 341-467, pl. I-II, Budapest.
- 1935. Further contributions to a monograph of the *Megalanidae* and fossil *Varanidae ibid.*, 29, p. 1-230, pl. I-XIV, Budapest.
- Filhol (H.) 1873. Sur les Vertébrés fossiles trouvés dans les dépôts de phosphate du Quercy. Bull. Soc. Philom. (6° sér.), 10, p. 85-89. Paris.
- 1876. Sur les Reptiles fossiles des phosphorites du Quercy. Bull. Soc. Philom. (6e série), 11, p. 27-28, Paris.

- 1877. Recherches sur les phosphorites du Quercy. 2º partie. Ann. Sci. Géol., 8, p. 1-340, pl. 1-26, Paris.
- Gaudry (A.) 1862. Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris.
- Gervais (P.), 1877. Journal de Zoologie, 6, p. 280, pl. VI, fig. 2, Paris.
- GILMORE (Ch.-W.) 1922. A new description of Saniwa ensidens Leidy, Proc. U. S. Nat. Mus, 60 (art. 23), p. 1-28, pl. 1-3, Washington.
- 1928. Fossil Lizards of North America. Mem. Nat. Acad. of Sci., 22, no 3, pl. I-IX, 1-201, p. 1-27, Washington.
- Jourdan (O.) 1865, in Extraits des Procès-verbaux des séances. Séance du 24 mars 1865, p. xxxi-xxxii, Ann. Sc. phys. nat. Agric. et Ind., publ. par la Soc. imp. d'Agric. de Lyon (3° sér.), 9, Lyon.
- Kuhn (O.) 1940. Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina* (N. F.), 8, Nr 53, p. 461-486, Taf. I-X, Halle.
- Lydekker (R.) 1888. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the Brit. Mus. (N. H.). Part. I. London.
- Morelli (N.) 1891. Resti organici rinvenuti nella Caverna delle Arcne Candide. Atti Soc. Ligust. Sc. Nat. e Geol., 2, p. 171-205, Genova.
- Nopcsa (F.) 1908. Zur Kenntniss der fossilen Eidechsen. Beit. z. Geol. Pal. Oesterr. Ung., 21, p. 33-62, Taf. 3, Wien.
- OWEN (R.) 1859. Description of some Remains of a Gigantic Land-Lizard (1858). Phil. Trans. Roy. Soc., 149, p. 43-48, pl. VII-VIII, London, 1859.
- 1860. Id., Part II. ibid., 171, p. 1037-1050, pl. 34-36, London.
- 1882. Notice of portions of the skeleton of the trunk and limbs of the great horned Saurian. *Proc. Roy. Soc.*, 34, p. 267-268, London.
- 1884. Evidence of a Large Extinct Lizard (Notiosaurus dentatus Owen) Phil. Trans. Roy. Soc., 175, p. 249-251, pl. XII, London.
- 1886. Description of Fossil Remains, of Megalania prisca, Part IV. Phil. Trans. Roy. Soc., 177, p. 327-330, pl. 13-15, London.
- Roger (O.) 1898. Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande, II, Bericht d. naturwiss. Verein f. Schwab. u. Neub., 33, p. 386-388. Augsburg.
- 1900. Id., III, ibid., 33, p. 53-70, Taf. III, Augsburg.
- Stefano (G. dc) 1903. I Sauri del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Atti Soc. ital. Sc. nat., 42, p. 380-418, Tav. 9-10, Milano.
- Weithofer (K.) 1888. Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Pikermi. Beitr. z. Pal. Oest.-Ung., 6, p. 225-292, Taf. X-XIX, Wien.
- Woodward (A.-S.) 1888. Note on the extinct Reptilian genera Megalania and Meiolania. Ann. Mag. Nat. Hist. (6), 1, p. 85-89, London.
- ZITTEL (K.-A. VON) 1889. Handbuch der Palæontologie, 1. Abt., III. Bd., 3. Lief., München u. Leipzig.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

Le Gérant : Marc André.